

ÜBER LAGE UND STRUKTUR DER SYNAPSEN IM HERZEN DER SUMPFSCHILDKRÖTE (*EMYS ORBICULARIS*)

VON

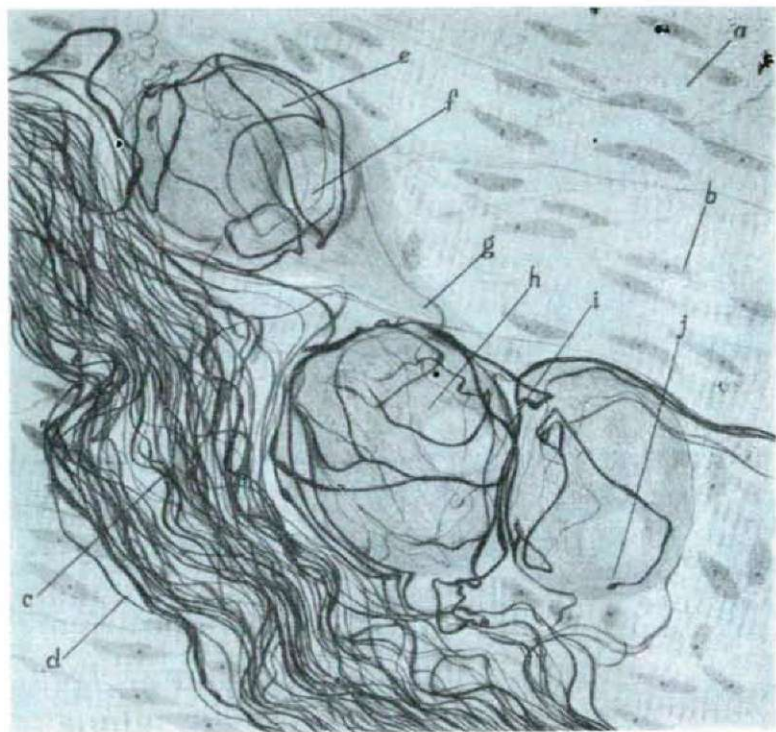
A. ÁBRAHÁM

Institut für allgemeine Zoologie und Biologie der József Attila-Universität Szeged, Ungarn
(Dir.: Prof. Dr. A. ÁBRAHÁM)

Die in das Gebiet der Herzwand entfallenden Synapsen lassen sich in zwei Gruppen teilen. In die eine Gruppe gehören die auf den Nervenzellen Platz nehmenden und in die andere jene, welche die Elemente des *Epikardium*, des *Endokardium* und des *Myokardium* mit dem Nervensystem verbinden. Im Sinne unserer Untersuchungen, die wir mit verschiedenen Versilberungsverfahren durchführten, lassen sich Lage und Struktur der Nervenzellen und der ihnen, sowie dem *Epi*-, *Endo*- und *Myokardium* angehörenden Synapsenformen im Herzen der Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis*) folgendermassen umreissen.

Es sind zwei Gruppen von Nervenzellen zu unterscheiden. Der ersten Gruppe lassen sich jene Nervenzellen einordnen, die massenhaft im *Sinus venosus* und in der Vorhofscheidewand vorkommen. Diese Zellen sind gewöhnlich entlang der grösseren Nervenstämmen — stellenweise sogar in ziemlich grosser Zahl — anzutreffen. Es sind meistens sphärisch runde, manchmal aber auch oval gestreckte Gebilde. Aus dem Zellkörper tritt stets ein dicker Fortsatz heraus, der in einen benachbarten Nervenstamm eintritt und in diesem in der Regel ungeteilt weiterzieht. Bei diesen eigentümlichen grossen Gebilden handelt es sich unserer Ansicht nach um parasymphatische Zellen, die in ihrem Bau weitgehend mit den aus den Vagusganglien, und aus den zerebrospinalen Ganglien im allgemeinen bekannten Zellen übereinstimmen. Diese Zellen, welche typische Bestandteile der Herzwandung der Sumpfschildkröte darstellen, sind ebenso wie jene, die wir aus dem Vorhofseptum des *Rana ridibunda* mitteilten, von eigentümlich geformten, reichen und ziemlich variierenden perizellulären Geflechten umgeben. Die Geflechte haben in sehr zahlreichen Fällen Körbchenform. Im Laufe der sorgfältigen Untersuchung stellt sich jedoch stets heraus, dass es sich hier im wesentlichen nicht um ein geschlossenes Geflecht handelt, sondern um Strukturen, in denen der Verlauf der Fasern genau zu verfolgen ist, und ausserdem ist festzustellen, dass die Fasern an der Zelloberfläche in Gestalt kleiner runder, oder gelegentlich elliptischer Endköpfchen frei endigen. Die Endigungsstelle ist auf der Zelloberfläche scharf umgrenzt. Lichtmikroskopischen Bildern zufolge ist die Lage immer die, dass dort, wo die Faser endigt, sich an der Zelloberfläche eine halbkugelförmige Vertiefung befindet, in der das Ende der Nervenfaser Platz nimmt.

Die die perizellulären Geflechte hervorbringenden Nervenfasern treten aus den nahe den Zellen ziehenden Nervenstämmen hervor, manchmal an der Basis des Zellfortsatzes, am Halsteil der Zelle Spiralen formend. Es kommt aber auch vor, dass die aus dem Nervenstamm an die Zelle herantretende Nervenfasern verzweigt und die Äste gemeinsam das lockere Geflecht um den Körper der Zelle formen. Auch sind Fälle nicht selten, wo der eine Ast der aus dem Stamm heraustretenden Faser die eine, und der andere eine benachbarte Zelle mit einem perizellulären Geflecht versieht. (Abb. 1.)



1. *Emys orbicularis*: Herz. Ganglienzellen vom parasympathischen Typ aus dem *Septum atriorum*. a — quergestreifte Muskelfaser, b — Kern der quergestreiften Muskelfaser, c — Nervenbündel, d — Nervenfasern, e — Nervenzelle, f — Nervenzellkern, g — Nervenzellfortsatz, h — Neurofibrille, i — perizelluläres Körbchen, j — Synapse. BIELSCHOWSKYSCHES Verfahren. Vergr. 1000 \times . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

In Verbindung mit den perizellulären Strukturen harren zwei Fragen einer Beantwortung. Die erste Frage lautet: „Woher stammen die Fasern, welche die perizellulären Körbchen zustandebringen?“ und die zweite: „Welche Funktion haben diese Nervenfaserkörbchen im Leben des intrakardialen Nervensystems zu erfüllen?“

Gestützt auf die vorgefundenen Verhältnisse und theoretische Überlegungen lässt sich die erste Frage folgendermassen beantworten. Die perizel-

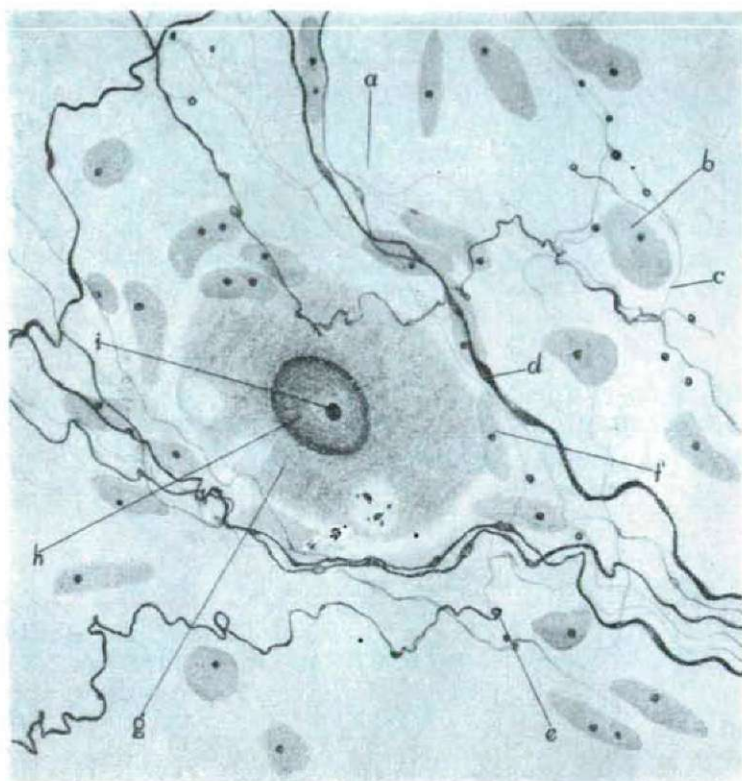
lulären Körbchen können den afferenten Vagusfasern, ebenso aber auch den efferenten Fasern dieses Nerven zugezählt werden. Um eine Antwort auf diese Frage zu erhalten, haben wir bei den Sumpfschildkröten beide zum Herzen ziehenden *N. vagi* durchtrennt, welcher Eingriff sich aber hinsichtlich der Frage als völlig erfolglos erwies, denn die perizellulären Körbchen degenerierten nicht. Daraus könnte geschlossen werden, dass die perizellulären Körbchen formenden Fasern nicht zum Fasersystem des *N. vagus* gehören. Wenn dem aber so ist, woher stammen dann die fraglichen Fasern? Eine possible Antwort auf diese Frage ist, dass wir es hier möglicherweise mit nichts anderem zu tun haben, als mit den Fortsätzen jener parasympathischen Zellen, die entlang den Nervenstämmen, bzw. stellenweise in den Nervenstämmen selbst, Platz nehmen. In diesem Sinne formen die parasympathischen Zellen richtige Ketten im Verlaufe der Nervenstämmen und die perizellulären Nervenfaserkörbchen stellen jene vermittelnden Strukturen dar, welche die Zellen zu einer Funktionseinheit zusammenfügen, dabei auch jene miteinbeziehend, die eventuell in grösserer Entfernung voneinander liegen. Für diese Überlegung sind auch die phylogenetischen Grundlagen gegeben, indem die Überreste der Urzellen-Markstränge im Bereich des höchstentwickelten Nervensystems lediglich im vegetativen Nervensystem — insbesondere bei den niederen Wirbeltieren — auffindbar sind.

In der Beurteilung der Herkunft der perizellulären Körbchen taucht auch noch eine andere Möglichkeit auf, und zwar die, dass die Nervenfasern, welche die perizellulären Geflechtssynapsen hervorbringen, aus den intervertebralen Ganglien kommen und in den sensiblen Ästen der ersten Thorakalnerven an die Nervenzellen herantreten. Versuche zur Entscheidung dieser Frage stehen noch aus, doch hoffen wir, in der nächsten Zukunft auch experimentelle Eingriffe in dieser Richtung unternehmen zu können.

Entgegen der in der Literatur oft und vielenorts betonten gegensätzlichen Behauptung sind wir entschieden der Meinung, dass die perizellulären Körbchen echte Synapsen sind, und zwar im Sinne der KIRSCHESCHEN Nomenklatur Synapsen mit grossem Transmissionsfeld, die entweder aus dem zentralen Nervensystem, oder aber von einem Kettengliede der weiter oben skizzierten Zellkette zum andern die Erregungen weiterleiten.

In die zweite Gruppe gehören jene Nervenzellen, die — wie die meisten der zum sympathischen Nervensystem gehörenden Zellen — viele Fortsätze haben. Solche Zellen kommen vor im Vorhofepikard, sowie im Vorhof- und Kammermyokard. Diese Zellen liegen meistens in reichhaltige Nervenengeflechte eingebettet, bzw. bilden Ganglien, kommen aber nicht selten auch als selbstständige Zellen im Bindegewebe oder im Myokard zur Beobachtung. Die Fortsätze der Zellen imprägnieren sich nur in den seltensten Fällen ganz scharf. Dann werden deutlich die basal breiten, allmählich und gleichmässig verjüngten und am Ende spitz auslaufenden Fortsätze, die Satellitenzellen und zentral der grosse, runde Kern sichtbar. Zuweilen werden auch die Neurofibrillen wahrnehmbar, die im Zellkörper ein Geflecht bilden und in den Fortsätzen parallellaufen. In den meisten Fällen bleiben jedoch die Fortsätze verborgen; das Protoplasma ist homogen, etwas granuliert, die Kernmembran dick und der Nukleolus kompakt. Die Zellen sind nicht von perizellulären Körbchen umgeben. Nervenendigungen kommen gelegentlich auch an diesen Zellen vor, stellen aber dann kleinere Knoten, Köpfchen oder Ringe dar, welche

den Synapsen mit kleiner Transmissionsfläche angehören. Diese Nervenendformationen nehmen in einer kleineren Vertiefung des Zellkörpers Platz. In einer Vertiefung wird in der Regel ein Nervenendknötchen bzw. Nervenendring sichtbar (Abb. 2).



2. *Emys orbicularis*: Herz. Ganglienzelle vom sympathischen Typ aus dem *Epicardium* des Ventrikels. a — Bindegewebe, b — Bindegewebskern, c — Nervenfasern, d — Varix, e — Synapse, f — Satellitenkern, g — Nervenzelle, h — Nervenzellkern, i — *Nucleus* der Nervenzelle. BIELSCHOWSKYSCHES Verfahren. Vergr. 1600 \times . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

Die im Gebiete des *Epi-* und *Endokardiums* liegenden Nervenendigungen sind kleinere und grössere Endringe, die die Endigungsformen der stellenweise reichere Geflechssysteme bildenden glattrandigen, marklosen Fasern darstellen. Diese im wesentlichen Synapsen mit kleiner Transmissionsfläche schliessen sich im Falle beider Bindegewebsmembranen unmittelbar den Bindegewebs-elementen an, CAJALSche interstitiale Zellen gibt es nicht.

Ob es im *Myokardium* Nervenendigungen gibt oder nicht, wenn ja, welcherart sie sind und wo sie sich befinden, das sind Fragen, mit denen sich

viele und sehr eingehend beschäftigt haben und die auch heute noch alle Untersucher stark beschäftigen, die den Nervenverbindungen des *Myokards* Interesse entgegenbringen. An dieser Stelle soll weder die Literatur der Frage, erörtert, noch die zahlreichen mitgeteilten Ergebnisse und Feststellungen beurteilt werden, ich will lediglich die gefundenen Verhältnisse beschreiben, und zwar um so mehr, als diese hinsichtlich der Beurteilung des Fragenkomplexes von entscheidender Bedeutung sind, muss aber dennoch ganz kurz jener vier Auffassungen Erwähnung tun, die in der Vergangenheit bezüglich der Endigungen der Nervenfasern des *Myokards* im Schrifttum erschienen sind.

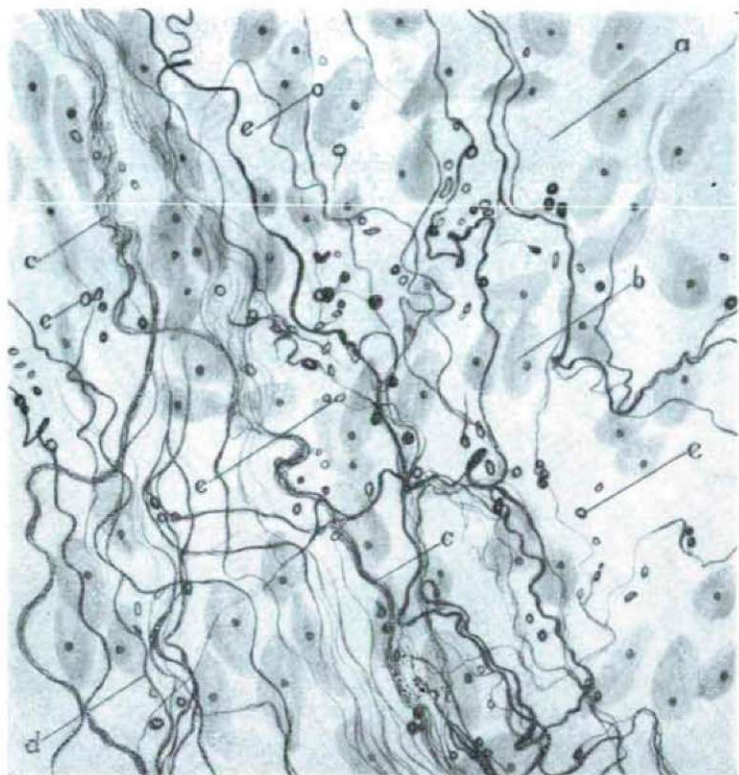
Die erste Konzeption knüpft sich an die Namen von SMIRNOW, LAWRENTJEW und ÁBRAHÁM, danach endigen die efferenten Nervenfasern frei im *Sarkoplasma* der Muskelfasern des *Myokards* ganz nahe des Zellkernes.

Die zweite Auffassung wurde von BOEKE vertreten, der fand, dass nur ein kleinerer Teil der efferenten Fasern in Gestalt von Endköpfchen im Plasma der quergestreiften Muskelzelle endigt. Im grössten Teil der Fälle ist die Lage nämlich die, dass neben den Endkopf-artigen freien Endigungen stets „... ein zartes, aus feinsten, leicht varikösen, immer miteinander anastomisierenden Neurofibrillenzügen aufgebautes Netzwerk vorhanden ist, das sowohl mit den Blutgefässen, wie mit den Muskelfasern zusammenhängt.“

Vertreter der dritten Auffassung sind STÖHR und HAHIRO SETO, die jegliche Form der freien Endigung leugnen und die einzige Endigungsformation in dem aus Nervenfasern bestehenden Endnetz, dem Terminalretikulum, erblicken, „... das sich mit Muskelfasern und Blutkapillaren in gleicher Weise plasmatisch verbindet. Elemente aus *Vagus* und *Sympathicus* müssen in diesem Netz enthalten sein und die Tätigkeit der Herzmuskulatur in harmonischer Zusammenarbeit regeln.“

Die vierte, von einigen auch heute noch verfochtene Auffassung knüpft sich an den Namen von MEYLING, der — wie in der Arbeit „Cardiovascular Innervation“ von MITCHELL zu lesen ist, „... asserts that the so-called free, loop and bulb endings are artefacts produced by incomplete staining; and he believes the networks formed by the interstitial cells intervene between the efferent fibres and the effector structures.“

In unseren, aus der Herzwand der Sumpfschildkröte hergestellten Präparaten sind die freien Nervenendigungen einwandfrei sichtbar (Abb. 3). Es sind kleinere und grössere Ring Reifen bzw. Endkölbchen, die im *Myokard* der Herzwand überall ausgezeichnet zutagetreten, im Bereich des Atrio-Ventrikularrings aber in riesiger Menge erscheinen. Da diese Endringe in sämtlichen Anteilen des *Myokards* anzutreffen sind, sind wir entschiedenst der Ansicht, dass die efferenten Fasern in der Herzwand der Sumpfschildkröte frei endigen und in Gestalt von Ringen oder Endköpfchen sich den Muskelfasern anschliessen. In Anbetracht dessen, dass wir ähnliche Erscheinungen bei den Süsswasser-Knochenfischen, bei Fröschen, beim Erdvaran, und bei den Vögeln vorfinden, sind wir — obwohl wir in Bezug auf das *Myokardium* der Säuger über hinreichend positive Daten nicht verfügen — der Meinung, dass im *Myokard* des Wirbeltierherzens sämtliche Fasern in den quergestreiften Muskelzellen bzw. -fasern hypolemmal frei endigen.



3. *Emys orbicularis*: Herz. Synapsen aus der Wand der Ventrikel. a — quergestreifte Muskelfaser, b — Kern der quergestreiften Muskelfaser, c — Nervenbündel, d — Nervenfaser; e — Synapsen. BIELSCHOWSKYSCHES Verfahren. Vergr. 1600 \times . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

Zusammenfassung

1. Als Ergebnis der mit den verschiedenen Modifikationen des BIELSCHOWSKYSCHEN Verfahrens am Herzen der Sumpfschildkröte durchgeführten Untersuchungen wird festgestellt, dass die in der Herzwandung befindlichen Nervenzellen zwei Gruppen bilden. In die eine Gruppe gehören die grossen unipolaren Zellen vom parasympathischen Typ und in die andere die multipolaren sympathischen Nervenzellen.

2. Die *Parasympathicus*-Zellen sind von perizellulären Fasergeflechten umgeben, deren Fasern an der Zelloberfläche frei endigen. Diese Geflechte werden als Synapsen aufgefasst.

3. Die sympathischen Nervenzellen besitzen keine perizellulären Nervenfaserflechte. Auf diesen Zellen befinden sich Endringe, die fallweise in den im Zellplasma befindlichen Vertiefungen Platz nehmen.

4. Die Synapsen des *Epikardiums*, des *Endokardiums* und des *Myokardiums* sind Endringe. Diese nehmen in den beiden ersteren Schichten zwischen den Bindegewebelementen, und in der letzteren hypolemmal in den Muskelfasern Platz.

Literatur

1. ÁBRAHÁM, A.: Über die mikroskopische Innervation der Herzmuskulatur der Wirbeltiere. Arbeiten des Ung. Biol. Forsch. Inst. 10. p. 468. 1938.
2. ÁBRAHÁM, A.: Über die Probleme in der Histologie des vegetativen Nervensystems. Acta Biol. Univ. Szeged. 2. p. 111. 1956.
3. ÁBRAHÁM, A.; STAMMER, A.: Die mikroskopische Innervation des Vogelherzens. Acta Biol. Univ. Szeged, 3. p. 247. 1957.
4. ÁBRAHÁM, A.; HORVÁTH, I.: Über die mikroskopische Innervation des Herzens von Süßwasser-Knochenfischen. Zeitschr. mikr. anat. Forsch. 65. p. 1. 1959.
5. ÁBRAHÁM, A.: Die mikroskopische Innervation des Herzens der Amphibien. Acta Biol. Univ. Szeged, 7. p. 45. 1961.
6. ÁBRAHÁM, A.: A szív beidegződése. M. T. A. Biol. és Orvosi Tud. Oszt. Közl. 12. p. 207. 1961.
7. ÁBRAHÁM, A.: Die mikroskopische Innervation des Herzens der Reptilien. Acta Biol. Univ. Szeged 3—4, p. 95. 1961.
8. ÁBRAHÁM, A.: Die intramurale Innervation des Vogelherzens. Zeitschr. mikr. anat. Forsch. 69. p. 195. 1962.
9. ÁBRAHÁM, A.: Die mikroskopische Innervation des Herzens und der Blutgefäße von Vertebraten Akadémiai Kiadó. Budapest. 1964.
10. BOEKE, J.: Innervationsstudien V. Der sympathische Grundplexus und seine Beziehungen zu dem quergestreiften Muskelfasern und zu den Herzmuskelfasern. Zeitschr. mikr. anat. Forsch. 4. p. 330. 1933.
11. BOEKE, J.: The innervation of the muscle-fibres of the myocardium and of the atrio-ventricular bundle of His in the heart of the tortoise. Proc. roy. akad. Amsterdam 28. 1926.
12. BOEKE, J.: Nervenendigungen im Protoplasma der Muskelzellen im Schildkrötenherzen. In Penfield, W. Ed. Cytology and cellular pathology of the nervous system. Vol. I. 243. Paul B. Hoeber, New York 1932.
13. DOGIEL, I.; ARCHANGELSKY, K.: Der bewegungshemmende und motorische Nervenapparat des Herzens. Pflügers Arch. Ges. Physiol. 1. 113. 1906.
14. GERLACH, L.: Über die Nervenendigungen in der Musculatur des Froschherzens. Virchows Arch. path. Anat. 66. p. 187. 1876.
15. HOFMANN, F. B.: Das intrakardiale Nervensystem des Frosches. Arch. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1902.
16. JONES, T.: Intramuscular nerve elements of the ventricular muscle. J. Anat. (Lond). 61. p. 247. 1927.
17. KONDRATJEW, N. S.: Zur Frage über die intracardiale Innervation der Vögel. Z. Anat. u. Entw. gesch. 79. 1926.
18. LAWRENTJEW, B. I.: Experimentell-morphologische Studien über den feineren Bau des autonomen Nervensystems. I. Die Beteiligung des Vagus an Herzzinnervation. Z. mikr. anat. Forsch. 16, 1929.
19. MEYLING, H. A.: The structure of autonomic nervous tissue in the right atrium of the heart in some mammals. J. Anat. (Lond.) 83. p. 66. 1948.
20. MEYLING, H. A.: Structure and significance of the peripheral extension of the autonomic nervous system. J. comp. Neurol. 99. p. 495. 1953.
21. MICHAILOW, S.: Zur Frage über den feineren Bau des intracardialen Nervensystems der Säugetiere. Internat. Monatschr. Anat. u. Physiol. 25. 1908.
22. MITCHELL, G. A. G.: The innervation of the heart. Brit. Heart. J. 15. p. 159. 1963.
23. MITCHELL, G. A. G.: Cardiovascular innervation E. and S. Livingstone Ltd. Edinburgh-London, 1956.
24. PERMAN, E.: Anatomische Untersuchungen über die Herznerven bei den höheren Säugetieren und beim Menschen. Z. Anat. u. Entw. gesch. 71. 1924.
25. REISER, K. A.: Der Nervenapparat im *Processus vermiformis* nebst einigen Bemerkungen über seine Veränderungen bei chronischer *Appendicitis*. Z. Zellforsch. 15. 1932.
26. SCHUMACHER, S.: Zur Frage der Herzzinnervation bei den Säugetieren. Anat. Anz. 21. 1902.
27. SETO, H.: Mikroskopische Studien zur Innervation des menschlichen Herzens. Arb. Anat. Inst. Sendai. 19. p. 1. 1936.
28. SMIRNOW, A.: Zur Frage von der Endigung der motorischen Nerven in den Herzmuskeln der Wirbeltiere. Anat. Anz. 28. p. 105. 1900.

29. STÖHR, Ph. jr. Nervensystem. V. Teil. Mikroskopische Anatomie des vegetativen Nervensystems. Erg. z. B. IV/1. In Möllendorff, W. — Bargmann, W.: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Springer Verlag, Berlin—Göttingen—Heidelberg. 1957.
30. TCHENG, K. T.: Innervation du myocarde et du faisceau de His chez deux mammifères, le mouton et le chat. *Cardiologia* (Basel) 15, p. 227. 1950.
31. TCHENG, K. T.: Étude histologique de l'innervation cardiaque chez le chien. *C. r. Soc. Biol. Paris* 140. p. 882, 1950.
32. TSUNODA, T.; KASAHARA, I.: Vergleichend-anat. Studien über die Nervenendigungen des Herzmuskels. *Z. Zellforsch.* 7. 1928.
33. WOROBIEW, W. P.: Die Nerven des menschlichen und tierischen Herzens. *Münch. med. Wschr.* 72, 1925.
34. WOLLARD, H. H.: The innervation of the heart. *J. Anat. (Lond.)* 60. p. 345, 1926.